

Aus dem Physiologischen Institut der
Freien Universität Berlin

Direktor: Professor Dr. K. J. Ullrich

Verhaltensphysiologische und neuro-
physiologische Untersuchungen zur
simultanen Helligkeitsschwelle und
zum Simultankontrast bei Katzen

Inaugural-Dissertation
zur
Erlangung der medizinischen Doktorwürde
an der
Medizinischen Fakultät der
Freien Universität Berlin

vorgelegt von
Friedemann Snigula
aus Berlin

1967

Aus dem Physiologischen Institut der
Freien Universität Berlin

Direktor: Professor Dr. K. J. Ullrich

Verhaltensphysiologische und neuro-
physiologische Untersuchungen zur
simultanen Helligkeitsschwelle und
zum Simultankontrast bei Katzen

Inaugural-Dissertation
zur
Erlangung der medizinischen Doktorwürde
an der
Medizinischen Fakultät der
Freien Universität Berlin

vorgelegt von
Friedemann Snigula
aus Berlin

Dekan: Professor Dr.med. Hans Wolfgang S p i e r

Referent: Priv.Doiz.Dr.med. Otto-Joachim G r ü s s e r

Korreferent: Professor Dr.med. Helmut S e l b a c h



Gedruckt mit Genehmigung der Medizinischen Fakultät
der Freien Universität Berlin.

Promoviert am: 9.11.1967

Inhaltsverzeichnis:

Seite

1. Einleitung, Klärung der Fragestellung	1
2. Methodik	
Verhaltensversuche	8
Neurophysiologische Messungen	16
3. Ergebnisse	
Verhaltensversuche	20
Neurophysiologische Experimente	24
4. Besprechung der Ergebnisse	40
5. Zusammenfassung	47
6. Literaturverzeichnis	49

Einleitung, Klärung der Fragestellung

Unter simultaner Helligkeitsschwelle versteht man jene minimale Leuchtdichtedifferenz, bei der zwei simultan gebotene Lichtreize von verschiedener Leuchtdichte von einem Beobachter gerade noch als "verschieden hell" empfunden werden können. Diese minimale simultane Schwelle ist von der Größe der beiden Lichtreize, ihrer räumlichen Distanz zueinander, vom Adaptationszustand und von der mittleren Leuchtdichte, bei der die Messungen vorgenommen werden, abhängig.

Unter simultanem Helligkeitskontrast versteht man dagegen die Tatsache, daß die subjektive Helligkeit eines Lichtreizes von der Leuchtdichte seiner Umgebung abhängig ist. Aus diesem Grund werden zwei objektiv gleich helle Lichtreize z. B. dann als subjektiv verschieden hell wahrgenommen, wenn sie auf unterschiedlich hellem Hintergrund betrachtet werden. In dieser Situation erscheint einem Beobachter der Lichtreiz auf dunklem Hintergrund heller als der Lichtreiz auf hellem Hintergrund.

HERING (1887, 1888) vermutete, daß der Simultankontrast durch laterale Inhibitionsprozesse in der Netzhaut zustande kommt. In der Retina sollten nach HERING zwei verschiedene Prozesse für Hell- und Dunkelempfindung stattfinden und zwar würde die Empfindung "hell" durch einen Zerfall von "Sehsubstanz" ausgelöst, die Empfindung "dunkel" dagegen durch einen Aufbau von "Sehsubstanz". HERING vermutete, daß ein auf die Retina auftreffender Lichtreiz an der Stelle seines Auftreffens einen Zerfall von "Sehsubstanz" und damit die Empfindung "hell" bewirkt, daß von dem gleichen Lichtreiz aber auch die angrenzenden Retinabezirke derart beeinflußt werden, daß in ihnen ein Aufbau von "Sehsubstanz" und damit die Empfindung "dunkel" induziert wird. Die gleiche Beeinflussung sollte

auch in umgekehrter Richtung stattfinden, d.h. Aufbau von "Sehsubstanz" in einem Retinabezirk würde in seiner Umgebung einen verstärkten Zerfall bewirken.

Damit stellte HERING eine einfache Hypothese auf sowohl zur Erklärung des simultanen Helligkeitskontrastes als auch zur Deutung der Tatsache, daß bei der Abbildung im Auge notwendig auftretendes Streulicht nicht wahrgenommen wird. HERING stellte sich damit in Gegensatz zu den Überlegungen von HELMHOLTZ, der für den simultanen Helligkeitskontrast eine "psychische" Ursache vermutete und damit dessen Entstehung im Auge verneinte. Die von HERING geforderte gegenseitige Beeinflussung verschiedener Retinabezirke untereinander wurde bald auch durch histologische Befunde gestützt (CAJAL 1894). Die Ausläufer der Rezeptoren (Stäbchen und Zapfen) konvergieren auf die Bipolarzellen. Mehrere Bipolarzellen konvergieren auf eine Ganglienzelle, d.h. eine Ganglienzelle der Retina erhält bereits die Signale von mehreren Rezeptoren. Weiterhin bestehen in der Schicht der Bipolarzellen durch die Horizontalzellen und in der Schicht der Ganglienzellen durch die Amakrinen weitere Möglichkeiten gegenseitiger Beeinflussung, da die Dendriten dieser Zellen sich weit in die Umgebung hinein verzweigen.

Die Histologie allein kann jedoch keine erschöpfende Auskunft über den funktionellen Aufbau der Retina geben. Erst durch die Einführung der Mikroelektrodeentechnik, mit deren Hilfe erstmals die Aktionspotentiale einzelner Fasern des Tractus opticus oder einzelner Ganglienzellen registriert werden konnten, eröffnete sich neben sinnesphysiologischen Versuchen eine weitere Möglichkeit, die funktionelle Struktur der Retina und des afferenten visuellen Systems zu erforschen.

Bei den ersten Einzelfaserableitungen aus dem Sehnerven des Frosches und des Pfeilschwanzkrebses (*Limulus*) fand HARTLINE (1938, 1940, 1949), daß für eine einzelne Nervenfasern auf der Retina ein bestimmtes Areal existiert, von dem aus diese Nervenfasern erregbar ist. Eine derart definierte Region wurde von HARTLINE in Anlehnung an ähnliche Befunde von ADRIAN, CATTELL und HOAGLAND (1931) an Mechanorezeptoren als rezeptives Feld einer Nervenfasern bezeichnet. Weiterhin fand HARTLINE, daß dieses rezeptive Feld auf der Retina größer ist als die Fläche, die von einem einzelnen Rezeptor (Stäbchen oder Zapfen) beansprucht wird und daß in dem rezeptiven Feld die Empfindlichkeit auf Lichtreize vom Zentrum zur Peripherie abnimmt.

Durch Untersuchungen mit Punktlichtreizen von KUFFLER (1953) sind solche rezeptiven Felder auch an der Katzenretina beschrieben worden. KUFFLER fand, daß das Entladungsmuster einer einzelnen Ganglienzelle der Katzenretina davon abhängig war, ob der Lichtreiz auf das Zentrum oder auf die Peripherie des rezeptiven Feldes oder auf beide Areale gleichzeitig auftraf. So fand er einmal Felder, die bei Belichtung des Zentrums mit einer on-Entladung, bei Belichtung der Peripherie aber mit einer off-Entladung reagierten. Diese wurden als "on-Zentrum-Neurone" bezeichnet. Zum anderen fand er Felder, die bei Belichtung des Zentrums mit einer off-Entladung, dagegen bei Belichtung der Peripherie mit einer on-Entladung reagierten ("off-Zentrum-Neurone"). Zentrum und Peripherie der rezeptiven Felder der Katzenretina verhalten sich danach also in ihrer Antwort auf einen Lichtreiz antagonistisch zueinander. Bei gleichzeitiger Belichtung von Zentrum und Peripherie erfolgt sowohl eine on- als auch eine off-Antwort, jedoch sind dabei beide Reaktionen abgeschwächt gegenüber isolierter Reizung von Zentrum und Peripherie.

BARLOW und Mitarbeiter (1957) fanden bei ihren Untersuchungen, worauf auch KUFFLER schon hingewiesen hatte, daß die antagonistische Struktur der rezeptiven Felder jedoch nur an der helladaptierten Retina nachweisbar ist. Bei zunehmender Dunkeladaptation vergrößert sich das Zentrum des rezeptiven Feldes auf Kosten der Peripherie zunehmend, im Zustand der völligen Dunkeladaptation wurden von ihnen nur reine "on-" und reine "off-" Einheiten gefunden.

Sowohl KUFFLER als auch BARLOW sprachen die Vermutung aus, daß die rezeptiven Felder der Retina mit ihrer antagonistischen Struktur eine bedeutende Rolle bei der Entstehung des simultanen Helligkeitskontrastes spielen.

Auf Grund der Ergebnisse von Untersuchungen mit diffusen Lichtreizen äußerten JUNG, v. BAUMGARTEN u. BAUMGARTNER (1952) sowie JUNG (1961, 1964) die Vermutung, daß die lichtaktivierten Neurone für die Helligkeitswahrnehmung, die lichtgehemmten und dunkelaktivierten Neurone dagegen für die Dunkelwahrnehmung verantwortlich gemacht werden müßten. Nach KUFFLER's Untersuchungen jedoch konnte jedes Neuron sowohl on- wie auch off- oder on-off-Reaktionen zeigen lediglich abhängig davon, auf welche Weise das rezeptive Feld ausgeleuchtet wurde. Dadurch erschien diese Erklärung wieder fraglich zu werden.

BAUMGARTNER (1961, 1962, 1964) konnte dann jedoch durch seine Untersuchungen, bei denen er als Reiz ein Kontrastmuster aus schwarzen und weißen Streifen benutzte, nachweisen, daß die Lichtreaktion des Feldzentrums stets dominant ist und daß damit der Informationsinhalt einer retinalen Ganglienzelle durch ihr Feldzentrum festgelegt ist. Eine Ganglienzelle informiert das ZNS immer nur über die relative Helligkeit ihres Feldzentrums zur Peripherie, wobei es unerheblich ist, ob die Helligkeitsänderung in der Peripherie oder im Zentrum des rezeptiven Feldes selbst erfolgte. Die Einteilung der

Opticus-Neurone in on- und off-Zentrum-Neurone deutete BAUMGARTNER damit, daß on-Zentrum-Neurone stets relative Helligkeit und off-Zentrum-Neurone stets relative Dunkelheit für ihr Feldzentrum signalisieren. Mit diesem System könnten die subjektiven Beobachtungen des simultanen Helligkeitskontrastes erklärt werden.

Die moderne Mikroelektrodenteknik erlaubt damit, mit Hilfe der Registrierungen der Reaktionen einzelner Nervenzellen oder ihrer Axone am visuellen System von Versuchstieren Befunde zu erheben, die sich mit sinnesphysiologischen Messungen am Menschen korrelieren lassen. So wurden z. B. neben den bereits erwähnten Versuchen an Neuronen der Netzhaut, des Genuculatum laterale oder des visuellen Cortex der Katze bei entsprechender Lichtreizung Reaktionen gefunden, die mit den periodischen Nachbildphasen oder den Phänomenen bei der Flimmerlicht-Wahrnehmung beim Menschen übereinstimmen (Übersicht s. JUNG 1961). Bei einem solchen Vergleich ist jedoch Vorsicht angebracht, da über die "subjektive" Empfindung der Versuchstiere, die durch die Reizmuster ausgelöst wird, keine Information vorliegen kann. Lediglich aus einfachen Verhaltensversuchen, zu denen der Intelligenzgrad der Katzen ausreichend ist, sind Rückschlüsse darauf möglich, was eine Katze optisch unterscheiden kann. Derartige Verhaltensversuche werden an Katzen seit vielen Jahren durchgeführt. So ist aus den Untersuchungen von SMITH (1937) bekannt, daß Katzen von einem gewissen Alter ab in der Lage sind, zwei verschieden helle Lichtreize voneinander zu unterscheiden. Weiterhin konnte mit Hilfe eines rotierenden Streifenmusters die Sehschärfe der Katzen und deren Abhängigkeit vom Alter bestimmt werden (WARKENTIN 1937). SMITH (1937a, 1939) konnte aber auch nachweisen, daß die Fähigkeit der Helligkeitsunterscheidung und anderer visueller Funktionen vom normalen Funktionszustand der Area striata des Cortex abhängig ist.

Die Verhaltensversuche aus jüngerer Zeit beschäftigen sich hauptsächlich mit der Frage, in welcher Weise sich chirurgisch gesetzte Läsionen am optischen Cortex oder an einzelnen Teilen der Sehbahn auf das Unterscheidungsvermögen für bestimmte Formen oder auf die Erinnerung an ein vor der Operation gelerntes Unterscheidungsvermögen auswirken (MYERS 1955, WARREN u. Mitarb. 1961, ROBINSON 1964).

Durch derartige Verhaltensversuche konnten neue Erkenntnisse vor allem über den anatomischen Aufbau der weiterleitenden optischen Bahnen gewonnen werden. Es zeigte sich dabei auch, daß die Katzen offensichtlich im Schwarz-Weiß-Bereich ähnliche Sinnesindrücke haben wie der Mensch, wenn diese Feststellung auf die Wahrnehmung einfacher Formen oder Helligkeitsunterschiede auf Grund der bisher vorliegenden Resultate beschränkt wird. Dagegen liefern die Verhaltensversuche, die über das Unterscheidungsvermögen der Katzen für Farben durchgeführt wurden, bisher noch keine einheitlichen Resultate (MEYER u. Mitarb. 1954, MELLO 1964, SECHZER u. Mitarb. 1964).

Es liegt nahe, Verhaltensversuche nicht nur vorwiegend für die Klärung des anatomischen Aufbaus der Sehbahn heranzuziehen, sondern Verhaltensversuche direkt mit den Ergebnissen von Mikroelektrodenregistrierungen zu vergleichen, um die Interpretation der neurophysiologischen Resultate etwas zu erleichtern und zu stützen. Dabei ist zweckmäßig, daß bei solchen verhaltensphysiologischen Versuchen Reizmuster benutzt werden, welche mit jenen bei den neurophysiologischen Experimenten möglichst übereinstimmen.

In zwei getrennten Versuchsserien wurden verhaltensphysiologische und neurophysiologische Messungen über die simultane Helligkeitsschwelle und den visuellen Simultankontrast vorgenommen. Hierbei wurden in beiden Versuchsserien die gleichen Lichtquellen und optischen Systeme benutzt und die

Lichtmuster auf gleichartigen Mattscheiben bei etwa gleicher Distanz zwischen Auge und Reizmuster sowohl bei den Verhaltensversuchen als auch bei den neurophysiologischen Experimenten vorgenommen.

Eine wichtige Eigenschaft der neuronalen Reaktionen im afferenten visuellen System ist die statistische Fluktuation der Entladungsmuster unter sonst gleichen physikalischen Reizbedingungen (s. GRÜSSER u. Mitarb. 1962). Diese statistische Fluktuation läßt die Voraussage zu, daß zur Erreichung sinnesphysiologischer Leistungen, die jenen des Menschen gleichen, in der Signalverarbeitung im afferenten visuellen System Korrekturen dieser statistischen Störfaktoren vorgenommen werden müssen. Die einfachste Form einer solchen Korrektur ist die parallele Codierung der gleichen Information in mehreren afferenten Axonen. Da aus den verhaltensphysiologischen Experimenten die Minimalleistungen der Signalverarbeitung in der Netzhaut bestimmt werden konnten, auf der anderen Seite jedoch auch die statistische Fluktuation der Signalübertragung einzelner retinaler Nervenzellen gemessen wurde, ermöglichte die Verbindung der Resultate eine Bestimmung der minimal notwendigen Redundanz im afferenten visuellen System durch parallele Signalübertragung auf verschiedenen Kanälen (Axonen). Schließlich war eine Beantwortung der Frage möglich, ob durch Veränderung einer zentralen Integrationszeit eine Verbesserung der Genauigkeit der Signalübertragung erreicht werden kann.

Es war zu erwarten, daß durch den Vergleich neurophysiologischer und sinnesphysiologischer Messungen der simultanen Helligkeitsschwelle und des Simultankontrastes bei Katzen eine Brücke zu sinnesphysiologischen Experimenten beim Menschen aufgezeigt werden kann.

Methodik

1.) Verhaltensversuche

Trainingbox: Die Verhaltensversuche wurden mit Hilfe einer ca. 80 x 50 x 60 cm großen Holzkiste durchgeführt. Abb. 1 zeigt einen Querschnitt und eine Vorderansicht dieser Kiste.

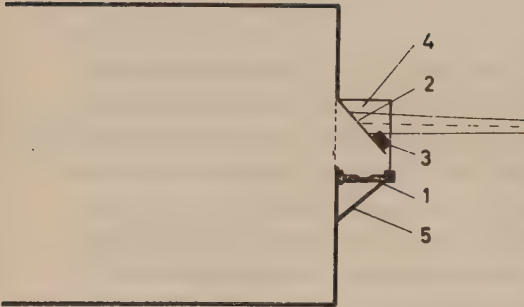
An der Vorderseite befanden sich nebeneinander zwei 13 x 10 cm große Ausschnitte, vor denen je ein kleines Türchen aus Plexiglas drehbar aufgehängt war. Diese ließen sich nach außen leicht öffnen, wenn die Katze sie mit dem Kopf aufdrückte. Zwischen den Schwingtüren war nach außen hin senkrecht zur Vorderwand eine kleine Holzblende angebracht. Direkt unterhalb der Schwingtüren war an der Außenseite der Kiste ein Schieber aus Plexiglas montiert, der sich in seiner Halterung nach links und rechts bewegen ließ. Eine kleine Vertiefung in der Mitte des Schiebers diente zur Aufnahme eines Fleischstückchens.

Auf dem Schieber waren zwei kleine Anschläge aus Plexiglas montiert, auf denen sich je ein Mikroschalter befand. Je nach der Stellung des Schiebers konnte durch die Anschläge das Öffnen der Türchen verhindert oder ermöglicht werden. Zwei weitere Mikroschalter befanden sich rechts und links an der Blende zwischen den Türchen. Sie waren Kontakte für die Registrierung (s. u.) und dienten gleichzeitig als Anschlag, so daß das Öffnen der Türchen nur bis zu einem bestimmten Winkel möglich war.

Mit dem Schieber konnten durch die Anschläge folgende Situationen eingestellt werden:

- a) befand sich der Schieber in der Mittelstellung, waren beide Türchen durch die Anschläge blockiert,

QUERSCHNITT



VORDERANSICHT

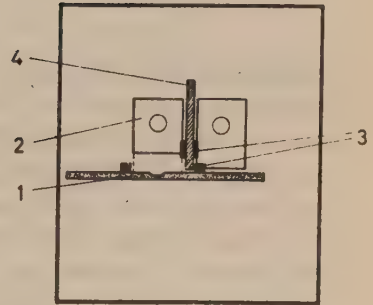


Abbildung 1 :

Skizze der für die Verhaltensversuche benutzten Box.

- 1 = Plexiglasschieber mit Vertiefung zur Aufnahme eines Fleischstückens
- 2 = Schwingtür mit Darstellung der Lichtprojektion
- 3 = Anschlag mit Mikroschalter zur Registrierung der Bewegungen der Schwingtüren
- 4 = Sichtblende zwischen den beiden Schwingtüren
- 5 = Halterung für den Plexiglasschieber.

- b) wurde der Schieber nach rechts gezogen, dann blieb die linke Tür blockiert, während die rechte Tür geöffnet werden konnte,
- c) wurde der Schieber nach links geschoben, ließ sich entsprechend die linke Tür öffnen, während nun die rechte blockiert war.

Lichtquellen: Die im Versuch jeweils zu unterscheidenden Lichtreize wurden über ein Spiegelsystem von außen her auf die mit einem Mattpapier bedeckten Plexiglastürchen projiziert (s. Abb. 1 und 2). Lichtquellen waren zwei Xenon-Hochdrucklampen, in deren Lichtweg sich je ein elektromagnetischer Verschuß befand. Über einen Stromverstärker (Dr. TÖNNIES, Freiburg/Br.) wurden die Verschlüsse von einer Waveform-Pulsform-Generator-Einheit (Tektronix) extern angesteuert und konnten dadurch simultan für eine genau festgelegte Zeit geöffnet werden.

Registrierung: Das An- bzw. Aufstoßen der Schwingtürchen an der Trainingbox und damit die Reaktionen der Katze wurden durch die vier Mikroschalter auf einem 6-kanaligen Direktschreiber (Schwarzer) während des Versuches fortlaufend registriert. Über je eine Photozelle wurde das Öffnen der Lichtverschlüsse gleichzeitig dazu auf den Direktschreiber übertragen (Abb. 2).

Lichtreize: Für die Helligkeitsunterscheidungen wurden Lochblenden verwendet, die, in das optische System der Lichtprojektion eingeschoben, sich auf den Schwingtürchen scharf abbildeten. Dadurch erschien in der Mitte jedes Türchens je ein gleich großer, runder Lichtreiz mit einem Durchmesser von 15 mm. Aus der Ausgangsposition der Katzen an der Rückseite der Kiste entsprachen diese Lichtreize einer Winkelgröße von $1 - 1,5^{\circ}$. Die Beleuchtungsstärke der Lichtreize betrug 40 - 55 asb, die der Umgebung etwa 0,4 asb. Durch Vorschalten

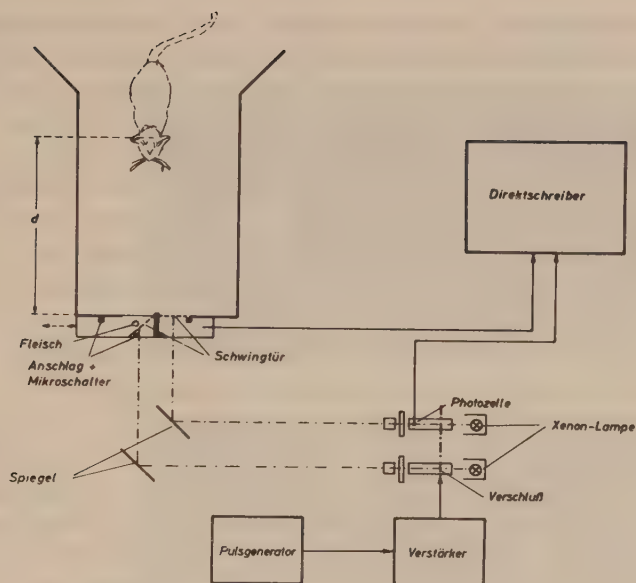


Abbildung 2 :

Schematische Darstellung des Versuchsaufbaues für die Verhaltensversuche.

Die Projektion der Lichtreize erfolgte über zwei Spiegel direkt auf die mit Pergamentpapier bedeckten Schwingtürchen aus Plexiglas. Bei Beginn jedes Versuches befand sich die Katze immer in dem mit "d" angegebenen Abstand (ca. 1 m) am Ende der Box. Nach Beginn der Lichtprojektionen durch Öffnen der Verschlüsse über einen Pulsgenerator konnte die Katze zur Vorderseite der Box laufen und versuchen, eine Schwingtür zu öffnen. Die Registrierung der Türbewegungen und dadurch der Reaktionen der Katze erfolgte über Mikroschalter auf einem Direktschreiber gemeinsam mit den Photozellen, die das Öffnen der Lichtverschlüsse anzeigten.

neutraler Graufilter konnte die Leuchtdichte der Lichtreize reduziert werden.

Für die Simultankontrast-Untersuchungen wurde eine Lichtquelle benutzt. Durch Übereinanderlegen von Mattpapier wurden Masken in der Größe der Schwingtürchen angefertigt und direkt auf diesen angebracht, so daß die Türchen vollständig von ihnen bedeckt wurden. Die Papiere hatten in der Mitte kreisrunde Ausschnitte von 15 mm Durchmesser, welche genau übereingepaßt wurden. Dadurch wurde erreicht, daß die beiden Reizlichter objektiv gleich hell, das quadratische Umfeld von $6,5^\circ$ zu $6,5^\circ$ Größe dagegen unterschiedlich aufgehellt war. In Abb. 3 sind die Lichtreize für die Helligkeits- und Simultankontrast-Untersuchungen schematisch so dargestellt, wie sie den Katzen während des Versuches erschienen.

Versuchsdurchführung: Das Labor wurde abgedunkelt, so daß die Hintergrundbeleuchtung etwa 0,4 asb entsprach. Die Katze wurde an ihre Ausgangsposition an das Ende der Kiste gegenüber der Vorderwand mit den Schwingtürchen gebracht, und der Schieber wurde so gestellt, daß sich das Türchen, auf welches der für die Katze positive Reiz projiziert werden sollte, öffnen ließ. In die Vertiefung des Schiebers, die sich dadurch unter dem zu öffnenden Türchen befand, wurde ein kleines Stück Fleisch gelegt. Um eine evtl. mögliche Orientierung der Katzen durch den Geruch zu verhindern, lag stets auch hinter dem anderen Türchen ein Stück Fleisch.

Durch manuelle Auslösung des Waveform-Generators wurden die beiden Lichtverschlüsse für 3 sec simultan geöffnet und dadurch die Lichtreize für diese Zeit auf die Schwingtürchen projiziert. Die Katze konnte auf die Türchen zulaufen und versuchen, sie aufzustoßen. Öffnete sie die "richtige" Tür, d. h. diejenige, auf die der positive Reiz projiziert wurde, konnte sie sich dahinter das Fleischstück zur Belohnung holen.

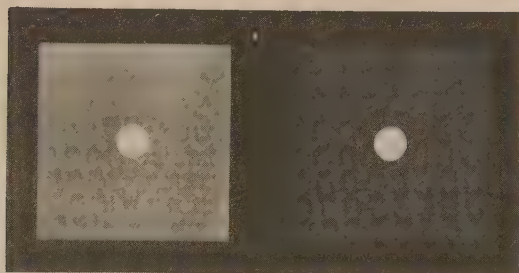
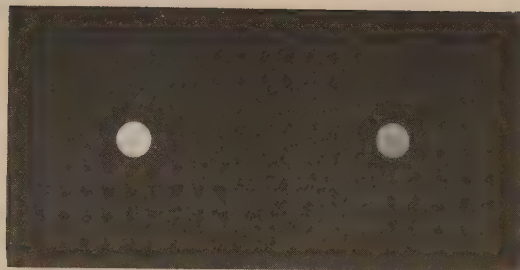


Abbildung 3 :

Darstellung der im Versuch benutzten Lichtreize.

Oben Lichtreize für Helligkeitsunterscheidungen, d.h. zwei verschieden helle Lichtreize auf dunklem Hintergrund.

Darunter Lichtreize für Untersuchungen zum simultanen Helligkeitskontrast, d.h. zwei objektiv gleich helle Lichtreize auf unterschiedlich hellem Hintergrund.

Das Öffnen dieser Tür wurde automatisch durch den Mikroschalter an der Blende auf dem Direktschreiber als positive Reaktion registriert. Hatte die Katze dagegen falsch gewählt und stieß gegen die nicht zu öffnende Tür, wurde diese Reaktion über den Mikroschalter an dem Anschlag als negative Reaktion auf dem Direktschreiber registriert. Bei solch einer falschen Wahl wurde der Schieber dann sofort in die Mittelstellung gebracht, damit die Katze nicht noch nachträglich die "richtige" Tür öffnen konnte.

Danach wurde die Katze auf ihre Ausgangsposition zurückgebracht, und der nächste Versuch begann in der gleichen geschilderten Reihenfolge. Bis die Katzen den Versuchsablauf gelernt hatten, wurden sie von einer Assistentin dorthin zurückgeholt, die dazu am Ende der Kiste saß. Für diesen Zweck blieb die Rückwand der Box während der Versuche geöffnet.

Mit jeder Katze wurden pro Tag 50 Versuche in der beschriebenen Art ausgeführt. Das Intervall zwischen den einzelnen Versuchen betrug etwa 1 - 2 Minuten.

Die Sequenz für die Rechts-Links-Veränderung des positiven Reizes wurde vor dem Versuch festgelegt und war unabhängig vom richtigen oder falschen Reagieren der Katze. Die Sequenzen wurden an den einzelnen Versuchstagen geändert, um ein Erlernen durch die Katzen zu verhindern, obwohl eine solche Gedächtnisleistung der Katze schon unwahrscheinlich ist. In der Tabelle 1 sind zwei der benutzten Sequenzen dargestellt, die nach GELLERMANN (1933) ausgewählt wurden.

R R L L R L L R R L
L R L R R L L L R R
R L R R L L L R R L
L R L L R R L L R R
R L R L L R R R L L

L L R R R L R L L R
R L L R L L R R R L
L L R L R R R L L R
R L R R L L R R L L
L R R L R R L L L R

Tabelle 1: Zwei häufig verwendete Sequenzen für die
Links-Rechts-Veränderung des positiven Reizes.
Mit jeder Katze wurde pro Versuchstag eine
solche Sequenz getestet.
Ausgewählt nach GELLERMANN (1933)

An jedem Tag wurde ein bestimmtes Problem gestellt und während
des ganzen Versuches nicht gewechselt. Die Simultankontrast-
Untersuchungen wurden mit den vorher beschriebenen Masken mit
den gleichen Katzen durchgeführt, die zuvor gelernt hatten,
zwei verschieden helle Reizlichter voneinander zu unterschei-
den. Um sicher zu sein, daß die Katzen sich nicht nach der
unterschiedlich hellen Umgebung der Reizlichter orientierten,
sondern tatsächlich die zwar objektiv gleich hellen, aber
durch den unterschiedlichen Kontrast der Umgebung subjektiv
verschieden aufgehellten Reizlichter unterschieden, wurde der
Versuchsablauf folgendermaßen abgeändert. Von den 50 Wechseln
der täglichen Versuchssequenz wurden die ersten 10 zum

"Training" wie bei den Helligkeitsunterscheidungen als unterschiedlich helle Lichtreize auf dunkler Umgebung projiziert. Für die verbleibenden 40 Wechsel wurde dann der Simultankontrast projiziert, wobei in unterschiedlicher Reihenfolge verschiedene Versuche eingestreut wurden, bei denen der durch den Kontrast stärker aufgehellte Lichtreiz objektiv abgedunkelt wurde. Für die Katzen mußte dadurch der positive Reiz zusammen mit der Umgebung des zuvor negativen Reizes erscheinen. Auf diese Weise konnte jederzeit nachgeprüft werden, ob die Katzen sich tatsächlich nach den Lichtreizen und nicht nach der Umgebung derselben orientierten.

Die Auswertung sowohl der Versuche zur Helligkeitsunterscheidung als auch zum Simultankontrast erfolgte durch Auszählen der Registrierungen auf dem Direktschreiber.

Versuchstiere: Für die Verhaltensversuche wurden 4 erwachsene Katzen verwendet, die zu Beginn der Versuche etwa 1 - 1 ¹/₂ Jahre alt waren. Sie wurden während der Versuche fast ausschließlich durch das Fleisch ernährt, das sie sich in der Box als "Belohnung" selbst holen konnten. Daneben bekamen sie nur noch Wasser oder Milch zu trinken und gelegentlich an versuchsfreien Tagen Haferflocken.

Die Verhaltensversuche erstreckten sich insgesamt über einen Zeitraum von 9 Monaten.

2.) Neurophysiologische Messungen

Präparation: Für die neurophysiologischen Messungen wurden männliche und weibliche Katzen mit einem Körpergewicht zwischen 1 und 2 kg verwendet.

Die Katzen wurden in leichter Nembutalnarkose (ca. 30 mg Pentobarbital pro kg Körpergewicht) operiert, in eine oberflächliche Beinvene wurde ein Polyäthylenschlauch eingenäht und für die Beatmung eine Trachealkanüle gelegt. Durch stumpfe Präparation wurde die Schädelkalotte freigelegt und auf jeder Seite eine etwa 6 mm im Durchmesser große Öffnung aufgebohrt, wobei als Orientierung die Coronar- und die Saggitalnaht diente.

Reizung: Der Aufbau der Apparatur ist in Abb. 4 schematisch skizziert. Die Messungen wurden in einem elektrisch abgeschirmten Dunkelraum vorgenommen, an dessen Vorderseite sich eine 50 x 50 cm große Öffnung befand, die mit Pergamentpapier bespannt war. Innen war diese Öffnung durch einen schwarz ausgestrichenen Trichter begrenzt, der sich auf 50 cm Länge bis zu einer Öffnung von 4 x 4 cm verjüngte.

Die Lichtquellen für die Lichtreize befanden sich außen vor dem Pergamentschirm und waren die gleichen, die für die Verhaltensversuche benutzt wurden. Sie sind dort beschrieben. Auch die Steuereinrichtung für die elektromagnetischen Verschlüsse war gleich.

Registrierung: Die Mikroelektrodenableitungen wurden über einen TÖNNIES-Vorverstärker mit Kathodenfolge-Schaltung auf den Schirm eines Tektronix-565-Oscillographen übertragen, auf welchem gleichzeitig auch die Photozellen der Lichtverschlüsse registriert wurden. Vom Oscillographenschirm konnten Ableitungen und Photozellen-Ausschläge mit einer Recordine-Kamera von TÖNNIES gefilmt werden. Die Ableitungen wurden mit Wolfram-Mikroelektroden mit einem Spitzendurchmesser unter $1\ \mu$ (HUBEL 1957) aus dem Tractus opticus vorgenommen. Dazu wurde der Kopf der Katze im Käfig durch einen Halter fixiert und die Elektrode mit Hilfe eines Mikrotriebes durch eine Trepanationsöffnung des Schädels bis in den Tractus opticus

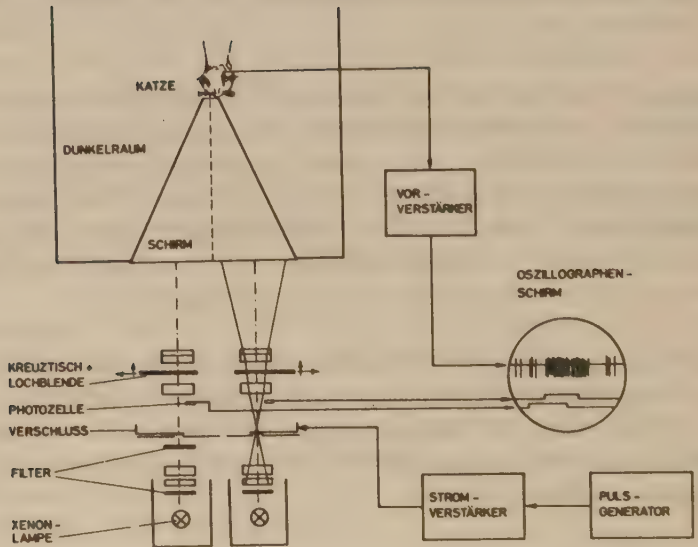


Abbildung 4 :

Schematische Darstellung des Versuchsaufbaues für die Mikroelektrodenregistrierungen.

stereotaktisch vorgeschoben. Die Cornea des Katzenauges, welches im Versuch gerade gereizt wurde, wurde entweder mit Hilfe aufgeträufelter Tränenflüssigkeit feucht gehalten oder war mit einer Kontaktschale bedeckt.

Versuchsdurchführung: Die Katzen wurden curarisiert, um die Augenbewegungen auszuschalten und künstlich beatmet, die Pupille wurde mit Prostigmin enggestellt. Mit Hilfe des Mikrotriebes wurde sodann eine einzelne Opticusfaser isoliert und das zu dieser Faser gehörende rezeptive Feld auf dem Projektions-
schirm gesucht. In ein derart isoliertes on- oder off-Zentrum-Neuron wurden dann die zu untersuchenden Lichtreize projiziert. Für die Helligkeitsuntersuchungen hatten die Lichtreize eine Winkelgröße von etwa 1° und wurden direkt in das Zentrum des rezeptiven Feldes projiziert. Die Leuchtdichte konnte mit neutralen Graufiltern vermindert werden, sie betrug etwa 80 asb für die hellsten und etwa 6 asb für den dunkelsten untersuchten Lichtreiz. Die Reizdauer betrug 300 - 700 msec und wurde bei Ableitung eines Neurons konstant gehalten.

Für die Simultankontrastmessungen wurden die vorher schon beschriebenen Masken direkt auf den Schirm gebracht, so daß der helle Ausschnitt in der Mitte das Zentrum des rezeptiven Feldes bedeckte, während die unterschiedlich helle Umgebung des Ausschnittes dadurch in die Peripherie des Feldes zu liegen kam. Die übrige Umgebung wurde wie bei den Helligkeitsuntersuchungen auf etwa 1 - 1,5 asb abgedunkelt. Durch dieses Vorgehen waren damit vergleichbare Reizsituationen im verhaltensphysiologischen und neurophysiologischen Experiment gegeben.

Ergebnisse:

A.) Verhaltensversuche:

Helligkeitsunterscheidungen: In den Verhaltensversuchen war für drei Katzen der hellere Lichtreiz positiv, für eine Katze war es der dunklere. Die Versuche wurden mit einem 95%igen Unterschied in der Leuchtdichte der beiden Lichtreize begonnen. Alle vier Katzen lernten innerhalb von 5 - 6 Tagen, also in etwa 250 - 300 Versuchen, mindestens 90% der Reize richtig zu beantworten. Für die Lernkurven ergab sich für die drei Katzen, für die der hellere Lichtreiz positiv, und der vierten Katze, für die der dunklere Reiz positiv war, kein signifikanter Unterschied.

Nach dem Erlernen der Wahlreaktionen wurde die Helligkeitsdifferenz der Lichtreize allmählich reduziert, indem der dunklere Lichtreiz heller gemacht wurde. In der Abb. 5a ist die Lernkurve für eine Katze dargestellt. Auf der Abszisse sind die Versuchstage, auf der Ordinate die richtigen Wahlreaktionen in Prozent aufgetragen. Der jeweils benützte Leuchtdichteunterschied der Reize ist in der Kurve selbst in Prozent angegeben. Der gestrichelte Kurvenverlauf deutet eine Unterbrechung der Versuche über einige Tage an, verursacht durch Erkrankung der Katzen. Die Lernkurven der anderen Katzen zeigen keine abweichenden Ergebnisse.

Aus der Abb. 5b, in der die Mittelwerte aller vier Katzen aufgetragen sind, ist zu entnehmen, daß bis zu einer Helligkeitsdifferenz von 25% die richtigen Wahlreaktionen 90% oder mehr betragen bzw. daß diese Werte nach 1 - 2 Versuchstagen wieder erreicht wurden. Bei einer Helligkeitsdifferenz von 12% sank der Wert der richtigen Wahlreaktionen ab. Der Mittelwert von

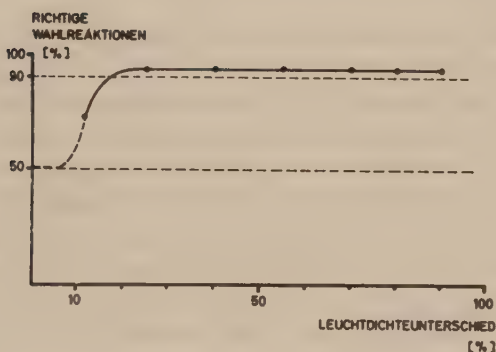
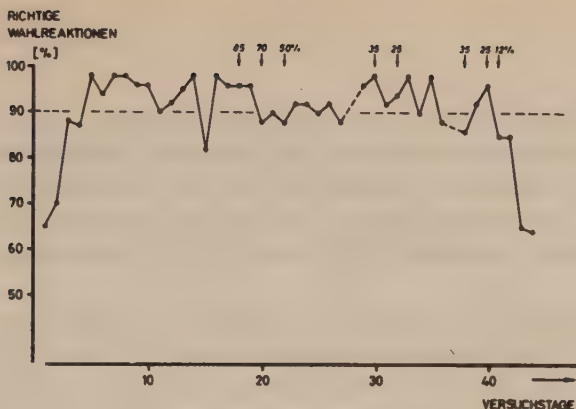


Abbildung 5 :

Verhaltensversuche zur Ermittlung der simultanen Helligkeitsschwelle.

Im oberen Teil die Lernkurve einer Katze für die Unterscheidung von zwei verschieden hellen Reizlichtern. Der an den einzelnen Versuchstagen jeweils benutzte Leuchtdichteunterschied der Lichtreize ist durch die Prozentzahlen an der Kurve angegeben. Der gestrichelte Kurvenverlauf deutet eine Unterbrechung der Versuche über mehrere Tage an, verursacht durch Erkrankung der Katzen.

Im unteren Teil die Kurve der Mittelwerte aller vier Katzen. Dargestellt auf der Ordinate die richtigen Wahlreaktionen in Prozent, auf der Abszisse das Verhältnis des Leuchtdichteunterschiedes der beiden Lichtreize.

4 Versuchstagen und allen vier getesteten Katzen betrug für diesen Leuchtdichteunterschied 76% richtige Wahlreaktionen. Waren beide Lichtreize gleichhell, der Leuchtdichteunterschied also 0%, so war das Ergebnis, wie aus der Versuchsanordnung nicht anders zu erwarten, 50% richtige Wahlreaktionen.

Simultankontrast: Im Anschluß an die Versuche über das Helligkeits-Unterscheidungsvermögen wurde mit den gleichen Tieren geprüft, ob sich verhaltensphysiologisch bei Katzen simultaner Helligkeitskontrast nachweisen läßt. Die dafür abgeänderte Versuchsanordnung ist bei der Methodik beschrieben.

Begonnen wurden die Versuche mit einem 98%igen Leuchtdichteunterschied der Umfelder der Lichtreize, d.h. die Umgebung des einen Lichtreizes war bis auf die Hintergrundbeleuchtung völlig abgedunkelt, die des anderen so weit aufgehellte, daß der kreisrunde Ausschnitt in der Mitte noch gut zu erkennen war. Diese Ausschnitte selbst waren auf beiden Seiten objektiv gleich hell. Vorausgesetzt, daß für Katzen Simultankontrast vorhanden ist, mußten diese Ausschnitte jedoch subjektiv unterschiedlich hell erscheinen, und daraus war zu erwarten, daß die Katzen auf den für sie positiven Lichtreiz (hell oder dunkel) wie in der ersten Versuchsanordnung reagieren würden.

Die Abb. 6a zeigt die Lernkurve dieser Versuche für eine Katze. Die Kurven der anderen Tiere ergeben keine wesentlichen Unterschiede. Auf der Abszisse sind wieder die Versuchstage, auf der Ordinate die richtigen Wahlreaktionen in Prozent angegeben. Die Prozentzahlen an der Kurve geben den Unterschied der Leuchtdichte der Umfelder der beiden Lichtreize an.

Die Abbildung zeigt, daß die Wahlreaktionen der Katze von den ersten Versuchstagen an über 90% richtige Ergebnisse erbrachten, daß damit Simultankontrast auch bei Katzen verhaltens-

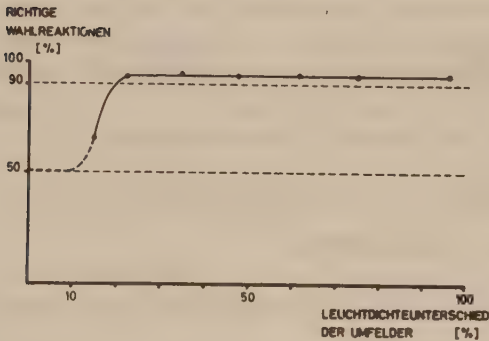
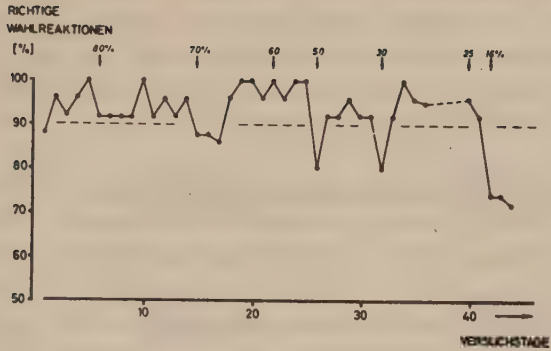


Abbildung 6 :

Verhaltensversuche zum simultanen Helligkeitskontrast.

Im oberen Teil die Lernkurve einer Katze. Die Prozentzahlen an der Kurve bedeuten den Leuchtdichteunterschied der Umfelder der Lichtreize, der an dem betreffenden und an den folgenden Tagen benutzt wurde.

Im unteren Teil die Kurve der Mittelwerte aller vier Katzen. Dargestellt sind auf der Ordinate die richtigen Wahlreaktionen der Katzen, auf der Abszisse das Verhältnis des Leuchtdichteunterschiedes der Umfelder der beiden Lichtreize.

physiologisch nachweisbar ist. Die Versuche wurden derart durchgeführt, daß als sicher gelten konnte, daß die Katzen sich tatsächlich nach den subjektiv verschieden aufgehellten Lichtreizen orientierten und nicht nach der unterschiedlich hellen Umgebung derselben (siehe Methodik).

In ähnlicher Weise wie bei den Untersuchungen über das Unterscheidungsvermögen für unterschiedliche Leuchtdichten wurde nun schrittweise die Leuchtdichte der Umfeld der beiden Lichtreize einander angeglichen, indem das dunklere Umfeld immer weiter aufgehellt wurde. Die Abb. 6b, in der die Mittelwerte aller vier Katzen aufgetragen sind, zeigt, daß bis zu einem Unterschied von 28% die richtigen Wahlreaktionen 90% oder mehr betragen. Eine Abnahme der richtigen Entscheidungen wurde bei einer Leuchtdichtedifferenz der Umfeld der von 16% beobachtet. Für diese Situation betrug der Mittelwert von drei Versuchstagen und vier Katzen 66% richtige Wahlreaktionen.

B.) Neurophysiologische Experimente:

1.) Reizung mit Lichtreizen unterschiedlicher Leuchtdichte:

Zunächst wurden die Reaktionen von on- und off-Zentrum-Neuronen bei verschiedener Helligkeit der Reizlichter verglichen, wobei der ca. 1° große Lichtreiz in das Zentrum der rezeptiven Felder projiziert wurde. Um Adaptationen der Netzhaut auf vergleichbaren Werten zu halten, wurde jeweils 5 mal mit der hellsten Leuchtdichte gereizt, danach 5 mal mit der zu testenden geringeren Leuchtdichte.

In der Abb. 7 sind die Originalregistrierungen eines on-Zentrum-Neuron gezeigt; die Dauer des Lichtreizes wird durch eine Photozelle markiert, die über jeder neuronalen Reaktion abgebildet ist, wobei ein Ausschlag nach oben "Licht an" bedeutet. In der

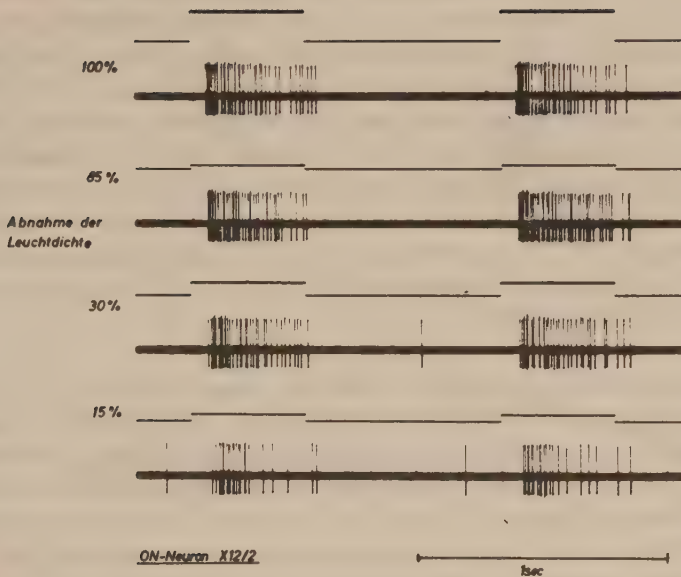


Abbildung 7 :

Reaktionen eines on-Zentrum-Neuron des Tractus opticus bei Projektion von Lichtreizen unterschiedlicher Leuchtdichte in das Zentrum des rezeptiven Feldes. Die Dauer des Lichtreizes wird durch die Photozelle markiert, die über jeder neuronalen Reaktion abgebildet ist, Ausschlag nach oben bedeutet "Licht an".

Es bedeuten 100% = 78 asb, 85% = 66 asb, 30% = 23,4 asb und 15% = 11,7 asb, Hintergrundbeleuchtung 1,8 asb, Durchmesser des Lichtreizes $1,3^{\circ}$.

ersten Zeile Adaptation auf Belichtung mit der Standardleuchtdichte (100%), darunter Reduzierung der Leuchtdichte auf 84%, 30% und 15% des Ausgangswertes. Man erkennt die Abnahme der Entladungsrate mit der Abnahme der Leuchtdichte. In Intervallen von 25 bzw. 50 msec wurden für dieses Neuron die mittleren Entladungsraten für die verschiedenen untersuchten Leuchtdichten bestimmt. Das Ergebnis ist in der Abb. 8 dargestellt. Man erkennt, daß eine Differenz der Entladungsrate zwischen den Leuchtdichteunterschieden, die die Katzen im verhaltensphysiologischen Versuch eindeutig unterscheiden konnten, vorwiegend in den ersten 150 msec nach Beginn des Lichtreizes nachweisbar ist. Danach läßt sich, zumindest bis zu einer Leuchtdichteabnahme auf 30% des Ausgangswertes, kein signifikanter Unterschied mehr nachweisen.

Off-Zentrum-Neurone zeigten, wenn die Reaktionen auf die gleichen in das Zentrum des rezeptiven Feldes projizierten unterschiedlich hellen Lichtreize registriert wurden, kein einheitliches Verhalten. Im wesentlichen konnten folgende drei Reaktionstypen beobachtet werden, wenn analog zur Auswertung der on-Neurone die mittlere Entladungsrate nach Beendigung des Lichtreizes gegen die Zeit aufgetragen wurde:

1. Ein Teil der Neurone zeigt einen Unterschied in der Entladungsrate vorwiegend in den ersten 150 - 200 msec nach Beendigung des Lichtreizes, dabei nimmt die Entladungsrate mit der Leuchtdichte des Lichtreizes ab. Nach 200 msec war auch bei diesem Neuron kein signifikanter Unterschied in der Entladungsrate mehr festzustellen (Abb. 9a).
2. Bei anderen off-Neuronen wurde ein gegensätzliches Verhalten registriert. Auch bei diesen bestand während der ersten 150 - 200 msec ein Unterschied in der Entladungsrate, nur nahm diese mit Abnahme der Leuchtdichte des Lichtreizes zu

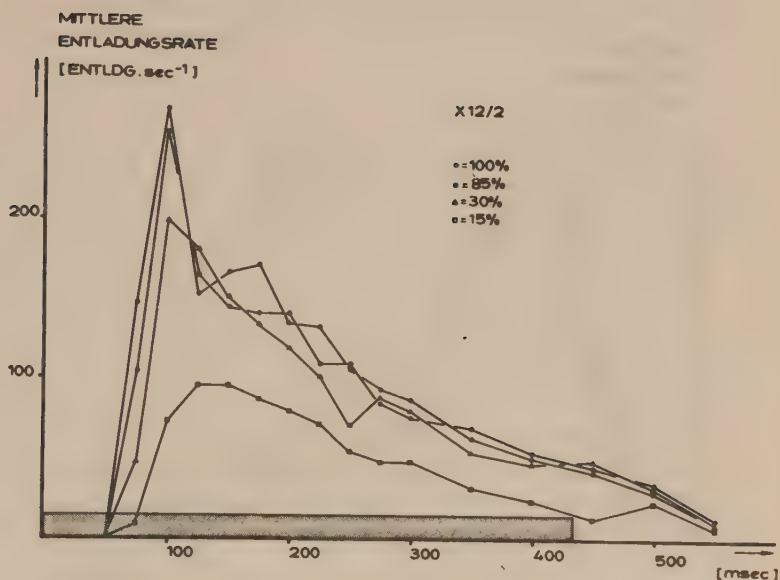


Abbildung 8 :

on-Zentrum-Neuron, gleiches Neuron wie Abbildung 7, gleiche Reizsituation. Die Dauer des Lichtreizes ist durch den grauen Balken über der Abszisse markiert. Aufgetragen ist die mittlere Entladungsrate auf der Ordinate, auf der Abszisse die Zeit. Die übrigen Angaben entsprechen der Abbildung 7.

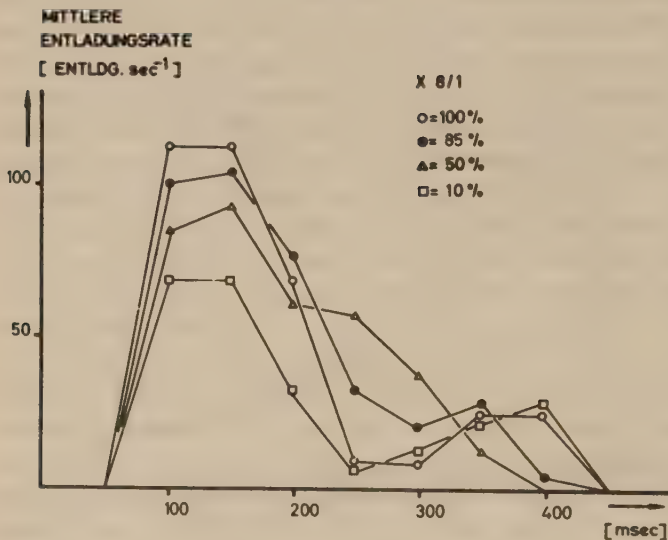


Abbildung 9a :

off-Zentrum-Neuron, Belichtung des Feldzentrums mit Lichtreizen unterschiedlicher Leuchtdichte.

Es bedeuten 100% = 78 asb, 85% = 66 asb, 50% = 39 asb, 10% = 7,8 asb, Hintergrundbeleuchtung 1,5 asb, Durchmesser des Lichtreizes $1,3^\circ$, Reizdauer 230 msec.

(Abb. 9b). Bei einigen Neuronen war dieses Verhalten jedoch nur bis zu einer Helligkeitsabnahme auf 25% zu beobachten. Reduzierung der Leuchtdichte auf 10% des Ausgangswertes hatte dann wieder eine Abnahme der Entladungsrate des Neurons zur Folge.

3. Das dritte beobachtete Entladungsmuster zeigt die Abb. 9c. Man findet dabei einen Unterschied in der Entladungsrate während der ganzen Zeit, in der das Neuron auf die Beendigung des Lichtreizes reagiert. Das Entladungsmuster entspricht zunächst in den ersten 100 msec dem unter 2. beschriebenen Neuron, d.h. die Entladungsrate nimmt zu, wenn die Leuchtdichte des Lichtreizes abnimmt. Dies erfolgt wiederum nur bis zu einer bestimmten Leuchtdichte, bei Reduzierung der Leuchtdichte auf 10% des Ausgangswertes nimmt die Entladungsrate gegenüber 25% wieder ab. Nach 100 msec ändert sich das Entladungsmuster des abgebildeten Neurons insofern, als nach diesem Zeitpunkt die Entladungsrate umso schneller wieder abfällt, je dunkler der Lichtreiz war. Dadurch ist das Entladungsmuster nach 250 msec genau umgekehrt zu dem bei 100 msec beobachteten. Zu diesem Zeitpunkt erkennt man, daß die Entladungsrate mit der Leuchtdichte des Lichtreizes abnimmt.

Die meisten der bei den Versuchen registrierten off-Zentrum-Neurone zeigten das unter 2. und 3. beschriebene Entladungsmuster.

In einer anderen Auswertungsform wurden die Summen der Einzelentladungen eines Neurons innerhalb bestimmter Zeitintervalle bei Belichtung mit verschiedenen Leuchtdichten ermittelt, also die Impulszahlen von z. B. 0 - 25, 0 - 50, 0 - 100 msec usw. In der Abb. 10 sind die derart gewonnenen Impulszahlen im logarithmischen Maßstab in Abhängigkeit von der Zeit nach Beginn bzw. Beendigung des Reizes für ein on- und ein off-Zentrum-

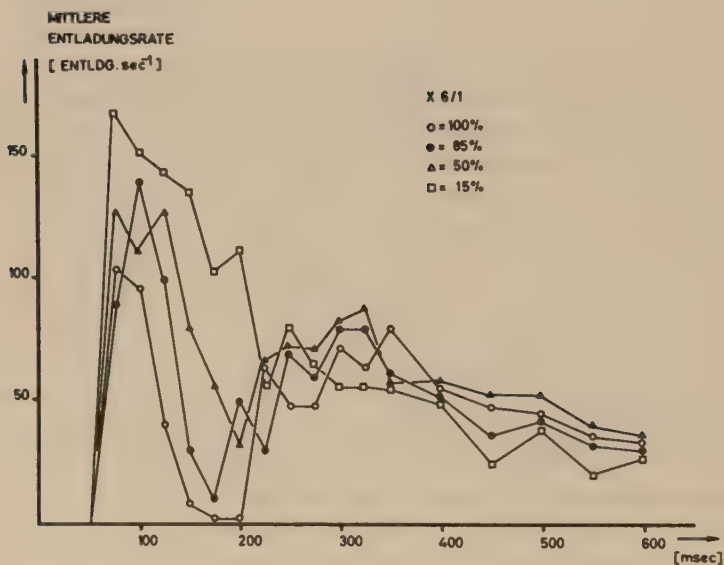


Abbildung 9b :

off-Zentrum-Neuron, Belichtung des Feldzentrums mit Lichtreizen unterschiedlicher Leuchtdichte.

Es bedeuten 100% = 79 asb, 85% = 67 asb, 50% = 39,5 asb, 15% = 11,9 asb, Hintergrundbeleuchtung 1,8 asb, Durchmesser des Lichtreizes 1,3°, Reizdauer 250 msec.

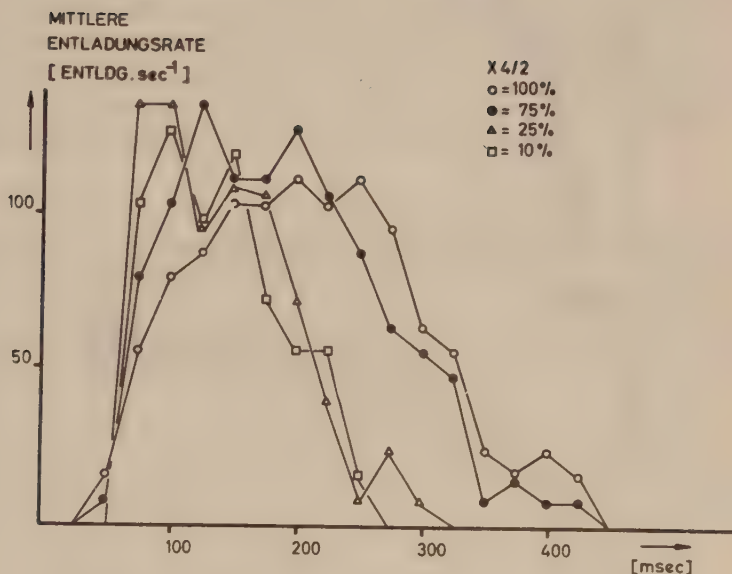


Abbildung 9c :

off-Zentrum-Neuron, Belichtung des Feldzentrums mit Lichtreizen unterschiedlicher Leuchtdichte.

Es bedeuten 100% = 54 asb, 75% = 40 asb, 25% = 13,3 asb, 10% = 5,4 asb, Hintergrundbeleuchtung 1,2 asb, Durchmesser des Lichtreizes $1,3^\circ$, Reizdauer 230 msec.

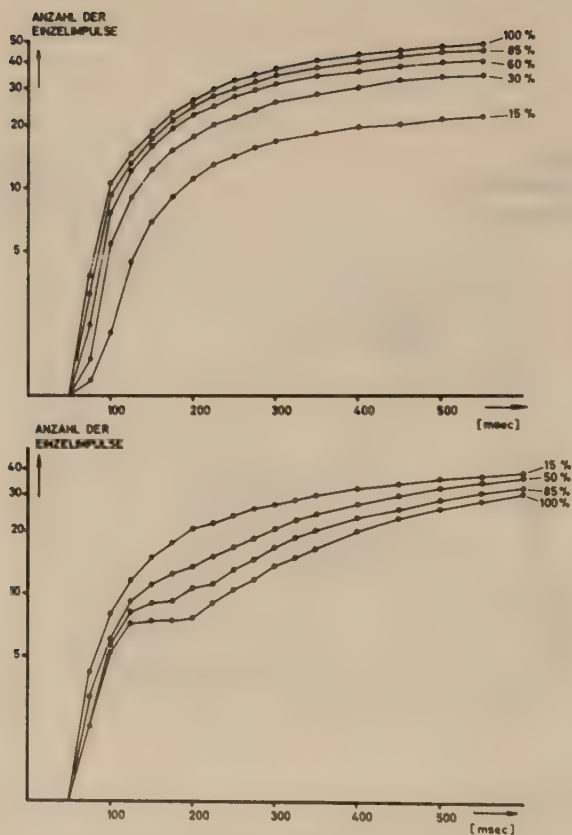


Abbildung 10 :

Impulszahlen eines on-Zentrum-Neuron (oben) und eines off-Zentrum-Neuron (unten) bei Belichtung des Feldzentrums mit Lichtreizen unterschiedlicher Leuchtdichte. Aufgetragen ist die Anzahl der Einzelimpulse vom Reizbeginn bis zu dem jeweiligen Zeitpunkt.

Das on-Zentrum-Neuron ist das gleiche wie in Abbildung 7, das off-Zentrum-Neuron das gleiche wie in Abbildung 9b, nähere Angaben über Leuchtdichte und Reizdauer dort.

Neuron dargestellt. Die zu einem bestimmten Zeitpunkt aktuelle Differenz der Anzahl der Einzelimpulse zwischen der Standardleuchtdichte (100%) und einem getesteten schwächeren Lichtreiz ist in dieser Darstellung der Abstand zwischen den beiden entsprechenden Kurven zu diesem Zeitpunkt. Man erkennt, daß bis etwa 100 msec nach dem Reiz die Differenz der Impulszahlen zunimmt, daß aber nach diesem Zeitpunkt keine wesentliche Änderung mehr eintritt. Der Abstand der Kurven bleibt entweder gleich oder vermindert sich sogar wieder etwas.

Die Differenz in der Anzahl der Einzelentladungen und deren Änderung mit der Zeit wird deutlicher, wenn die Impulszahlen in Abhängigkeit von der Leuchtdichte des Lichtreizes aufgetragen werden (Abb. 11). Ein Unterschied in der Anzahl der Entladungen drückt sich bei dieser Darstellungsart in einem stärkeren oder schwächeren "Anstieg" der einzelnen Kurven aus. Die Abbildung zeigt die Werte eines on- und eines off-Zentrum-Neurons. Es ist auch bei dieser Darstellung zu erkennen, daß einerseits die Differenz der Impulszahlen schon bei Auswertung von nur kleinen Zeitabschnitten deutlich ausgeprägt ist, daß aber andererseits der "Anstieg" der einzelnen Kurven nach 200 - 250 msec ein Maximum erreicht und danach nicht mehr zunimmt.

Um dieses Ergebnis statistisch nachprüfen zu können und um Antwort auf die Frage geben zu können, welche Verbesserung in der Signalverarbeitung bei paralleler Codierung der gleichen Information in mehreren Kanälen eintritt, wurde folgender Versuch durchgeführt. Ein on-Zentrum-Neuron wurde mit der geringsten Leuchtdichtedifferenz, die von den Katzen im verhaltensphysiologischen Versuch unterschieden werden konnte (15%), alternierend über längere Zeit belichtet. Die Auswertung erfolgte wie zu den Abbildungen 10 und 11 durch Summierung der Einzelentladungen über verschiedene Zeitabschnitte. Auf diese Weise konnten für die gleiche Reizsituation beliebig viele

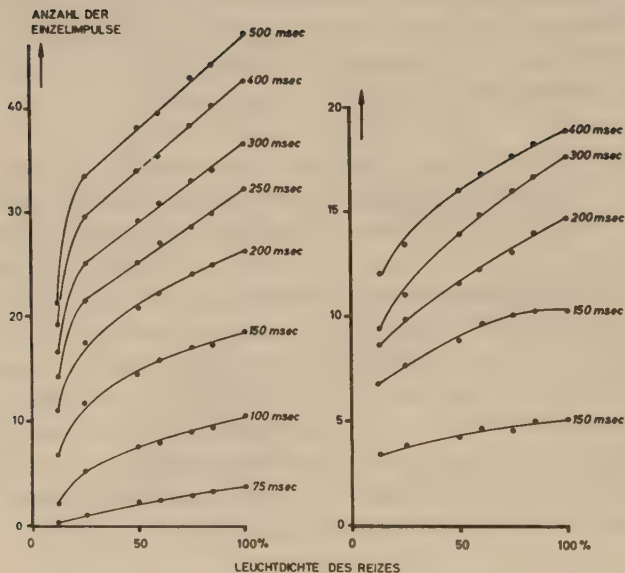


Abbildung 11 :

Darstellung der Impulszahlen eines on-(links) und eines off-Zentrum-Neurons (rechts) innerhalb bestimmter Zeitintervalle (z.B. 0-75 msec, 0-100 msec usw. nach dem Reiz) in Abhängigkeit von der Leuchtdichte des Lichtreizes. Es handelt sich um die gleichen Neurone wie in Abbildung 10.

neuronalen Reaktionen ausgewertet werden. Für verschieden große Kollektive wurde anschließend die Signifikanz des Unterschiedes der Impulszahlen auf die beiden verschiedenen Leuchtdichten mit Hilfe des t-Testes bestimmt. Die Abb. 12 zeigt das Ergebnis für die Kollektive $n = 5$, $n = 10$ und $n = 23$. Das entspräche etwa einer parallelen Übertragung in 5, 10 bzw. 23 verschiedenen Axonen, wenn vorausgesetzt wird, daß das Entladungsmuster in den einzelnen Axonen auf den gleichen Reiz ähnlich ist. Aus dieser Abbildung läßt sich folgendes entnehmen:

1. Die Signifikanz des Unterschiedes der Impulszahlen erreicht bereits 70 - 100 msec nach dem Reiz einen hohen Wert. Bei Summierung der Entladungen über Zeitintervalle größer als 100 - 150 msec nimmt die Signifikanz des Unterschiedes der Impulszahlen nicht mehr zu. Eine Vergrößerung der Integrationszeit über 100 msec bringt damit keine Verbesserung in der Genauigkeit des Unterschiedes der Impulszahlen.
2. Die Signifikanz des Unterschiedes der Impulszahlen wird größer, wenn mehr neuronale Reaktionen auf die gleiche Reizsituation miteinander verglichen werden. Für die Kurve $n = 5$ ergibt sich bei einer Signifikanz von 1,3 ein P von 0,12, für die Kurve $n = 10$ bei einer Signifikanz von 3,0 ein P von 0,006. Dieser letzte Wert bedeutet einen hochsignifikanten Unterschied. Die notwendige Redundanz bei paralleler Übertragung der gleichen Information auf verschiedenen Opticusfasern liegt danach zwischen 5 und 10.

2.) Reizung unter den Bedingungen des simultanen Helligkeitskontrastes:

Die Versuchsanordnung gestattete, jeweils das Zentrum eines rezeptiven Feldes mit der gleichen Leuchtdichte zu bestrahlen, die Leuchtdichte in der Peripherie des Feldes dagegen zu

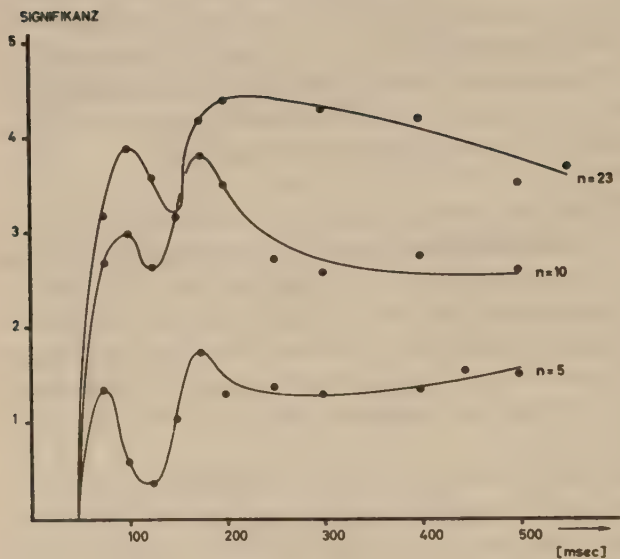


Abbildung 12 :

Signifikanz des Unterschiedes der Impulszahlen eines on-Zentrum-Neurons bei alternierender Belichtung des Feld-zentrums mit zwei Lichtreizen von 15% Leuchtdichteunterschied. Gezeichnet sind die Kurven für die Kollektive $n = 5$, $n = 10$, $n = 23$.

variieren (siehe Methodik). Um auch bei diesen Versuchen Adaptationen auf vergleichbaren Werten halten zu können, wurde analog zu den Helligkeitsunterscheidungen jeweils 5 mal mit dem schwächsten Kontrast gereizt (also mit der am stärksten beleuchteten Peripherie), danach mit dem zu vergleichenden Kontrast. Als Kontrast galt die Beziehung:

$$K = \frac{I_z - I_p}{I_z + I_p}$$

wobei I_z = Leuchtdichte des Feldzentrums,

I_p = Leuchtdichte der Peripherie bedeutet.

Die Abbildungen 13 und 14 zeigen die neuronalen Reaktionen dieser Untersuchungen für ein on- und ein off-Zentrum-Neuron. Man erkennt bei dem on-Zentrum-Neuron die Abnahme der Entladungsrate mit Abnahme des Kontrastes, d.h. je heller die Peripherie des rezeptiven Feldes bei gleichbleibender Beleuchtungsstärke des Zentrums wird, umso mehr nimmt die Entladungsrate ab. Bei den Reaktionen des off-Zentrum-Neuron ist zu erkennen, daß während "Licht an" eine on-Aktivierung einsetzt, die umso stärker ist, je heller die Feldperipherie beleuchtet wird. Bei "Licht aus" dagegen läßt sich aus der Darstellung der Entladungsrate zunächst kein einheitliches Bild entnehmen. Werden jedoch die Impulszahlen des Neurons summiert (Abb. 14b), so ist zu erkennen, daß auch während der off-Phase die Anzahl der Einzelentladungen, abhängig vom Kontrast, unterschiedlich ist. Das Bild entspricht dem in der on-Phase, d.h. die Anzahl der Einzelimpulse erhöht sich, wenn die Leuchtdichte der Peripherie zunimmt. On- und off-Zentrum-Neurone zeigen damit bei Betrachtung der Entladungsrate im simultanen Helligkeitskontrast ein gegensätzliches Verhalten, da bei Verstärkung des Kontrastes, also bei Verminderung der Leuchtdichte in der Peripherie des rezeptiven Feldes die Entladungsrate der on-Zentrum-Neurone zunimmt, die der off-Zentrum-Neurone dagegen abnimmt.

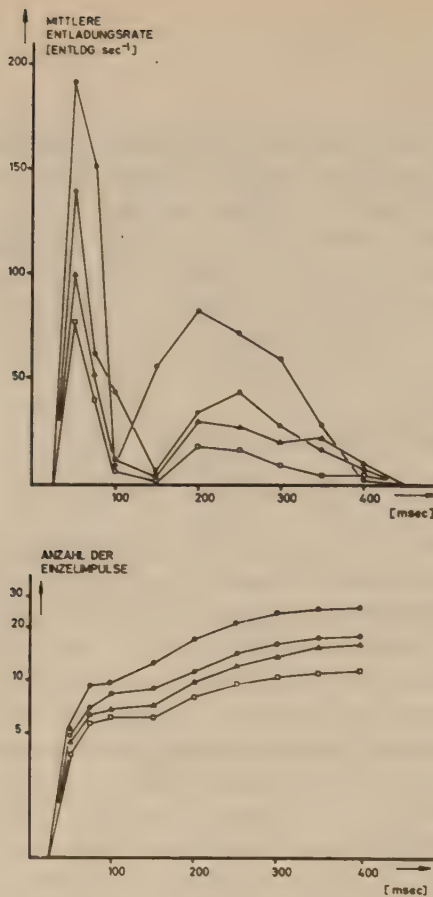


Abbildung 13 :

Reaktionen eines on-Zentrum-Neurons bei Belichtung des Feld-zentrums mit gleicher Leuchtdichte, der Peripherie dagegen mit unterschiedlichen Leuchtdichten. Die Berechnung des Kontrastes erfolgte nach der Formel auf Seite 37.

Danach bedeuten: ● = 0,98; ○ = 0,56; ▲ = 0,45; ▣ = 0,29.

Im oberen Teil der Abbildung ist die mittlere Entladungsrate für verschiedene Kontrastsituationen in Abhängigkeit von der Zeit aufgetragen, im unteren Teil für das gleiche Neuron die Anzahl der Einzelimpulse vom Reizbeginn bis zu dem jeweiligen Zeitpunkt.

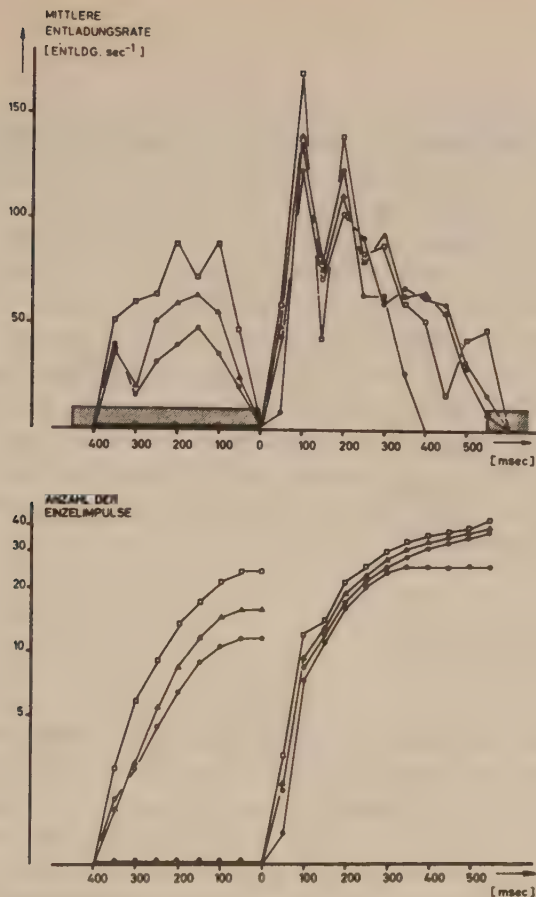


Abbildung 14 :

Reaktionen eines off-Zentrum-Neurons bei Belichtung des Feldzentrums mit gleicher Leuchtdichte, der Peripherie dagegen mit unterschiedlichen Leuchtdichten. Berechnung der an den Symbolen angegebenen Zahlen siehe Seite 37. Danach bedeuten:

● = 0,98; ○ = 0,56; ▲ = 0,45; □ = 0,29.

Im oberen Teil die mittlere Entladungsrate des Neurons, der graue Balken über der Abszisse bedeutet "Licht an".

Im unteren Teil die Anzahl der Einzelimpulse des Neurons, jeweils getrennt summiert für "Licht an" (links) und "Licht aus" (rechts).

Analog zu den Auswertungen bei Reizung mit verschiedenen Leuchtdichten wurden auch bei den im simultanen Helligkeitskontrast untersuchten Neuronen die Impulszahlen innerhalb bestimmter Zeitintervalle ermittelt und in Abhängigkeit vom Logarithmus des Kontrastes aufgetragen (Abb. 15). Es ist zu erkennen, daß der Unterschied in der Anzahl der Entladungen, der bei dieser Darstellungsart als "Anstieg" der einzelnen Kurven sichtbar wird, während der gesamten Zeit bestehen bleibt, in der das Neuron auf den Lichtreiz reagiert. Im Gegensatz zu den mit der gleichen Darstellungsart gewonnenen Ergebnissen bei Reizung des Feldzentrums mit verschiedenen Leuchtdichten findet sich insbesondere keine Abnahme der Entladungsraten-Differenz, wenn Zeitabschnitte größer als 200 msec nach dem Reiz betrachtet werden.

Besprechung der Ergebnisse:

Die Ergebnisse der Verhaltensversuche zeigen, daß Katzen in der Lage sind, zwei verschieden helle Reizlichter mit einer für biologische Messungen ausreichenden Sicherheit voneinander zu unterscheiden. Dies war nach den Untersuchungen von SMITH (1937) zu erwarten. Der ermittelte Schwellenwert lag bei einem Leuchtdichteunterschied von 12%. Nach TRENDELENBURG (1943) ist beim Menschen die Unterschiedsempfindlichkeit für Helligkeiten durch das Weber'sche Gesetz bestimmt:

$$\frac{dI}{I} = \text{konst.}$$

Dabei gilt für $\frac{dI}{I}$ nach TRENDELENBURG ein Wert größer 1/100, d.h. der Schwellenwert läge etwas über 1%. Dieser Wert gilt jedoch nur unter der Voraussetzung der Helladaptation und der Notwendigkeit, daß sich die beiden zu vergleichenden Flächen

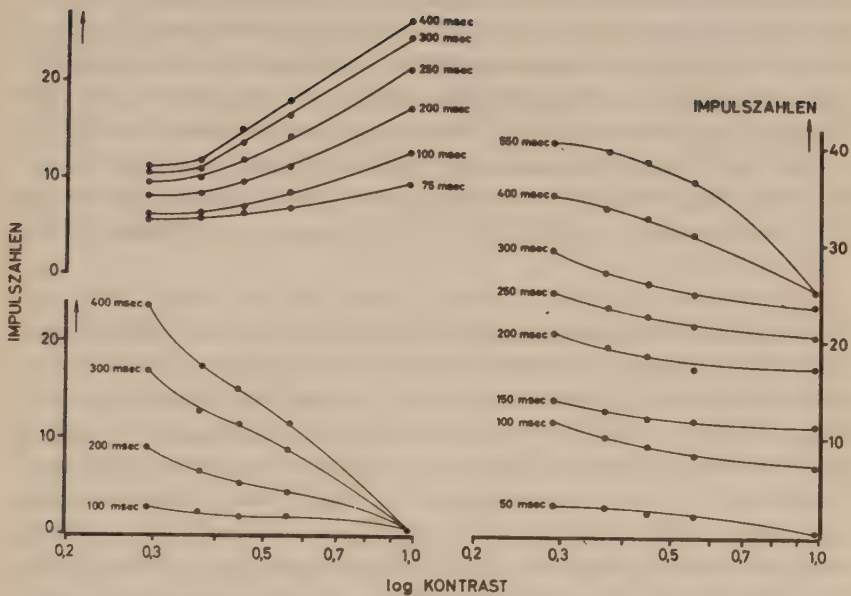


Abbildung 15 :

Impulszahlen eines on-Zentrum-Neurons (links oben), eines off-Zentrum-Neurons bei "Licht an" (links unten) und eines off-Zentrum-Neurons bei "Licht aus" (rechts unten). Es handelt sich um die gleichen Neurone wie in Abbildung 13 und 14. Aufgetragen ist die Anzahl der Einzelimpulse innerhalb bestimmter Zeitintervalle vom Reizbeginn an gerechnet in Abhängigkeit vom Logarithmus des Kontrastes.

direkt umschließen oder berühren. Sowohl für Dunkeladaptation als auch für den Zustand räumlicher Trennung der beiden zu vergleichenden Flächen gelten nach TRENDELENBURG höhere Werte. Da die Versuchsanordnung den genannten Voraussetzungen nicht entspricht, mußten sich höhere Schwellenwerte ergeben. Eine mit der gleichen Versuchsanordnung getestete Versuchsperson erbrachte bei einem Leuchtdichteunterschied von 12% 82% richtige Wahlreaktionen, d.h. auch für den Menschen lag dieser Wert unter den gegebenen Voraussetzungen nahe an der Unterschiedsschwelle. Damit entspricht das simultane Unterscheidungsvermögen für Helligkeitsdifferenzen der Katze etwa dem des Menschen.

Bei den Einzelfaserableitungen von Ganglienzellen der Retina reagierten alle untersuchten Neurone bei Reizung mit verschiedenen Leuchtdichten mit einer Änderung der Entladungsrates. GRÜSSER und Mitarb. (1962) kamen zu dem Ergebnis, daß für die Übertragung von Information im afferenten visuellen System nicht die Einzelintervalle zwischen den einzelnen Entladungen, sondern die Anzahl der Entladungen in einer bestimmten Zeiteinheit, also die mittlere Entladungsrate, sinnvollere und zweckmäßigere Ergebnisse liefert. Mit dieser Annahme ist es möglich, auch für die vorliegenden Versuchsergebnisse sinnvolle Interpretationen zu geben.

Für on-Zentrum-Neurone wurde gefunden, daß deren Entladungsrate zunahm, wenn die Leuchtdichte des Lichtreizes erhöht wurde. Nimmt man an, daß on-Zentrum-Neurone die Information "heller" übertragen (BARLOW u. Mitarb. 1957, BAUMGARTNER 1961), so würde das bedeuten, daß die Erhöhung der Entladungsrate bei Vergrößerung der Leuchtdichte des Lichtreizes die Information "heller als vorher" beinhaltet. Die Verhaltensversuche gestatten die Annahme, daß die Katzen offensichtlich auch die gleiche Empfindung haben.

Analog dazu wird angenommen, daß off-Zentrum-Neurone die Nachricht "dunkler" übertragen. Da das Feldzentrum eines off-Zentrum-Neurons nach einem helleren Lichtreiz relativ dunkler wird als nach einem weniger hellen, weil der Reizsprung größer ist, ist anzunehmen, daß die Neurone darauf mit einer höheren Entladungsrate antworten. Warum dieses Verhalten nur für einen Teil der registrierten off-Zentrum-Neurone zutrifft, kann hier noch nicht entschieden werden, weitere Untersuchungen, z. B. mit Reizpunkten unterschiedlicher Größe, müßten dazu durchgeführt werden.

Die Versuche haben weiterhin ergeben, daß der Unterschied der Entladungsrate eines Neurons bei Reizung mit verschiedenen Leuchtdichten bereits 75 - 200 msec nach dem Reiz ausgeprägt ist und danach gleichbleibt oder sogar wieder abnimmt. Bei statistischer Auswertung zeigte sich, daß der Unterschied der Impulszahlen schon nach 75 - 100 msec signifikant ist und sich bei Summierung über längere Zeitabschnitte nicht mehr vergrößert. Daraus kann geschlossen werden, daß zur signifikanten Beurteilung, ob eine Spikerate durch einen helleren oder einen etwas dunkleren Lichtreiz bedingt ist, zentrale Integrationszeiten von maximal 75 - 90 msec ausreichend sind.

GRÜSSER u. Mitarb. (1962) beschrieben als wesentlichen Unterschied corticaler Neurone zu Retina- oder Geniculatum-Neuronen eine deutliche Abnahme der mittleren Impulsrate, wobei diese Abnahme am wenigsten die hochfrequente Primärentladung (20 - 70 msec nach dem Lichtreiz) betrifft, sondern mehr die darauf folgenden weniger frequenten Entladungen. Daraus kann man schließen, daß zur Informationsübermittlung offensichtlich die Primärentladung von größerer Bedeutung ist. Diese Deutung kann erhärtet werden durch Befunde von RIGGS u. Mitarb. (1953) und DITCHBURN u. Mitarb. (1959), die in sinnesphysiologischen Versuchen gezeigt haben, daß während Fixation eines Objektes

das menschliche Auge fortwährend kleinste Bewegungen verschiedener Art ausführt und dadurch erreicht wird, daß das fixierte Objekt nur jeweils für kurze Zeit auf die gleiche Netzhautstelle auftrifft. Wird in einem Versuch mit einem auf eine Sklerahautschale geklebten Spiegelchen die Wirkung dieser Augenbewegungen ausgeschaltet, also ein stabilisiertes Netzhautbild geschaffen (DITCHBURN 1952), so verschwinden die Konturen einfach gestalteter Lichtreize schon nach wenigen Sekunden. Damit scheint aus sinnesphysiologischer Sicht wahrscheinlich, daß von jedem Rezeptor jeweils nur die Primärentladung an die corticalen Zentren übermittelt wird. Unsere Versuche haben gezeigt, daß dafür eine Zeit von jeweils 75 - 90 msec durchaus ausreichend ist, da eine längere zentrale Integrationszeit keine Verbesserung in der Genauigkeit des Unterschiedes der Impulszahlen mehr bringt.

Die statistische Auswertung hat weiterhin ergeben, daß die Signifikanz des Unterschiedes der Entladungsrate größer wird, wenn mehr Reizantworten auf die gleiche Situation miteinander verglichen werden. Die Überlappung der rezeptiven Felder in der Retina ergibt die Möglichkeit, die gleiche Information über verschiedene retinale Ganglienzellen zu übertragen. Diese Redundanz sichert damit bei der statistischen Fluktuation der Entladungsmuster einzelner Ganglienzellen eine Konstanz der Informationsübertragung.

Die verhaltensphysiologischen Untersuchungen zum simultanen Helligkeitskontrast haben ergeben, daß die Katzen offensichtlich den gleichen "Sinnesindruck" haben wie der Mensch, denn die Ergebnisse erlauben den Schluß, daß auch die Katzen zwei objektiv gleich helle Reizlichter in der Situation des simultanen Helligkeitskontrastes als unterschiedlich hell wahrnehmen. Die Einzelfaserableitungen von Neuronen, welche mit den gleichen Mustern gereizt wurden, zeigen, daß die

Neurone auf unterschiedliche Kontrastsituationen mit einem Unterschied in der Entladungsrate antworten.

Bei Summierung der Einzelimpulse eines Neurons ist zu erkennen, daß der Unterschied der Entladungsrate bei verschiedenen Situationen des Simultankontrastes im Gegensatz zu den Befunden bei Reizung mit verschiedenen Leuchtdichten im Feldzentrum nicht nur am Beginn der Entladungsserie ausgeprägt ist, sondern über längere Zeit anhält. Dieses Ergebnis entspricht den Befunden von BAUMGARTNER (1962), der bei Reizung mit einem Kontrastgitter an der Grenze vom Feldzentrum zur Peripherie fand, daß sich die Aktivierungsmaxima erst nach 100 - 300 msec ausbildeten. Diese beiden Befunde werden verständlich, wenn man bedenkt, daß die Erregung vom Feldzentrum über weniger Synapsen zur Ganglienzelle gelangt als die Erregung aus der Feldperipherie. Aus den Untersuchungen von WUTTKE u. Mitarb. (1965) ist bekannt, daß die Ausbreitungsgeschwindigkeit der lateralen Hemmung in der Retina ein relativ langsamer Prozeß ist es wurden Werte von $300 - 350^{\circ} \text{ sec}^{-1}$ gefunden. Daher ist es wahrscheinlich, daß die laterale Hemmung hinsichtlich ihres zeitlichen Verlaufes ein langsamerer Prozeß ist als die Erregung. Durch diese Tatsache könnte die verspätete Einwirkung der Peripherie des rezeptiven Feldes auf das durch Reizung des Zentrums ausgelöste Entladungsmuster erklärt werden.

Unter der zuvor erwähnten Annahme, daß on-Zentrum-Neurone stets "heller" melden und daß diese Meldung offensichtlich mit der Höhe der Entladungsrate korreliert ist, lassen sich die neuronalen Reaktionen bei Reizung im Simultankontrast folgendermaßen interpretieren. Eine Abnahme der Entladungsrate bei Erhöhung der Leuchtdichte in der Peripherie würde die Nachricht "weniger hell als vorher" beinhalten, obwohl das Zentrum weiterhin objektiv gleich hell belichtet wurde. Off-Zentrum-Neurone antworten mit einer Erhöhung der Entladungsrate, wenn die Peripherie des rezeptiven Feldes heller

gemacht wird. Dies würde bedeuten, wenn das Ergebnis analog zur Reizung mit verschiedenen Leuchtdichten im Feldzentrum interpretiert wird, das Neuron meldet "dunkler als vorher". Die Reaktionen von on- und off-Zentrum-Neuronen lassen sich damit mit den sinnesphysiologischen Beobachtungen korrelieren, da im simultanen Helligkeitskontrast ein Lichtreiz auf hellem Untergrund "weniger hell" als auf dunklem Hintergrund wahrgenommen wird, und die Verhaltensversuche haben gezeigt, daß die Katzen dies auch offensichtlich ähnlich wahrnehmen.

Damit lassen die Ergebnisse den Schluß zu, daß die Nachricht, die eine retinale Ganglienzelle übermittelt, nicht als absolut, sondern als relativ in Beziehung zu ihrer Umgebung zu verstehen ist. Die Nachricht eines on-Zentrum-Neurons würde damit lauten "heller als meine Umgebung", die eines off-Zentrum-Neurons "dunkler als meine Umgebung". Damit wäre der Informationsinhalt einer retinalen Ganglienzelle durch ihr Feldzentrum festgelegt, und die Nachricht, die diese Zelle an die höheren visuellen Zentren weiterleitet, enthält bereits eine "Verarbeitung" der primären Sinnesindrücke. Durch die Fähigkeit zur Kontrastbildung ist damit schon in der Retina die Möglichkeit gegeben, Sinnesindrücke zu verschärfen und physikalisch bedingte Ungenauigkeiten bei der Abbildung im Auge zu korrigieren. Die damit zwangsläufig erkaufte Fehler bei der Beurteilung absoluter Helligkeiten erscheinen dagegen gering, da solche Beurteilungen in der normalen Umwelt kaum notwendig erscheinen.

Die Versuche zeigen, daß Vergleiche von verhaltensphysiologischen Befunden mit neurophysiologischen Mikroelektrodenmessungen im visuellen System der Katze zu sinnvollen Resultaten führen. Diese Methode ist daher geeignet, eine Verbindung beim Vergleich sinnesphysiologischer Messungen am Menschen mit den Mikroelektrodenresultaten von Säugetieren herzustellen.

Zusammenfassung:

1. Vier Katzen lernten durch positive Belohnung zwei verschiedenen helle, weiße, kreisförmige Lichtreize ($1-1,5^\circ$, 40-55 asb) voneinander zu unterscheiden. Nach allmählicher Reduzierung der Leuchtdichtedifferenz der beiden Lichtreize wurde der Schwellenwert bei etwa 12 % Unterschied ermittelt.
2. An den gleichen Katzen konnte in einer zweiten Versuchsserie durch unterschiedliche Hintergrundbeleuchtung eine Simultankontrastaufhellung der Testreize nachgewiesen werden. Die kontrastbedingte Helligkeitszunahme war wie beim menschlichen simultanen Helligkeitskontrast von der Beleuchtungsstärkendifferenz zwischen Hintergrund und Testreiz abhängig.
3. Parallel wurden Mikroelektrodenuntersuchungen an akuten Katzen (leichte Nembutalnarkose, stereotaktische Ableitungen mit Wolframelektroden) aus dem Tractus opticus vorgenommen. Die Reaktionen von Opticusfasern auf die gleichen Testreize (unterschiedliche Helligkeit bzw. verschiedener Hintergrund) wie in den verhaltensphysiologischen Experimenten wurden registriert.
4. On- und off-Zentrum-Neurone reagieren bei Reizung ihres Feldzentrums mit verschiedene/ Leuchtdichten mit einem Unterschied in der Entladungsrate. Dieser Unterschied ist 75-200 msec nach dem Reiz am ausgeprägtesten.
5. Durch Vergleich mit den verhaltensphysiologischen Resultaten läßt sich die theoretisch maximal notwendige zentrale Integrationszeit für die Informationsverarbeitung der Retinaafferenzen angeben. Sie ist kleiner als 100 msec.

6. Es wird gezeigt, daß die Signifikanz des Unterschiedes der Impulszahlen größer wird, je mehr Antworten eines Neurons auf die gleiche Reizsituation miteinander verglichen werden. Die notwendige Redundanz durch parallele Übertragung der gleichen Information auf verschiedenen Opticusfasern liegt zwischen 5 und 10.
7. Unter den Bedingungen des Simultankontrastes reagieren sowohl on- als auch off-Zentrum-Neurone mit einem Unterschied in der Entladungsrate, wenn das Feldzentrum mit konstanter Leuchtdichte, die Feldperipherie dagegen mit verschiedener Leuchtdichte gereizt wurde.
8. Die Simultankontrastaktivierung der Neurone und die Aktivierung bei Reizung mit verschiedenen Leuchtdichten korreliert sowohl mit den verhaltensphysiologischen Ergebnissen als auch mit den sinnesphysiologischen Beobachtungen am Menschen, wenn on-Zentrum-Neurone "heller" und off-Zentrum-Neurone "dunkler" für ihr rezeptives Feldzentrum im Verhältnis zu ihrer Feldperipherie melden.

Literaturverzeichnis:

- ADRIAN, E.D., McK. CATTELL and H. HOAGLAND: "Sensory discharges in single cutaneous nerve fibres."
J.Physiol.(Lond.) 72, 377-391 (1931)
- BARLOW, H.B., R. FITZHUGH and S.W. KUFFLER: "Change of organization in the receptive fields of the cat's retina during dark adaptation."
J.Physiol.(Lond.) 137, 338-354 (1957)
- BAUMGARTNER, G.: "Kontrastlichteffekte an retinalen Ganglienzellen: Ableitungen vom Tractus opticus der Katze."
in: Neurophysiologie und Psychophysik des visuellen Systems, herausgegeben von R. Jung und H. Kornhuber, Springer-Verlag Berlin, 1961
- BAUMGARTNER, G.: "Neuronale Mechanismen des Kontrast- und Bewegungssehens."
Ber.dtsch.opththal.Ges. 66, 111-125 (1964)
- BAUMGARTNER, G. und P. HAKAS: "Die Neurophysiologie des simultanen Helligkeitskontrastes."
Pflügers Archiv 274, 489-510 (1962)
- CAJAL, S. RAMON Y.: "Die Retina der Wirbelthiere."
Bergmann, Wiesbaden. Übers. von Graeff (1894)
- DITCHBURN, R.W., D.H. FENDER and St. MAYNE: "Vision with controlled movements of the retinal image."
J.Physiol.(Lond.) 145, 98-107 (1959)
- DITCHBURN, R.W. and B.L. GINSBURG: "Vision with stabilized retinal image."
Nature, Lond. 170, 36-37 (1952)

- GELLERMAIN, L.W.: "Chance orders of alternatig stimuli in visual discrimination experiments."
J.genet.Psychol. 42, 206-208 (1933)
- GROSSER, O.-J., K.A. HELLMER und U. GRÖSSER-CORNEHLS: "Die Informationsübertragung im afferenten visuellen System."
Kybernetik 1, 175-192 (1962)
- HARTLINE, H.K.: "The response of single optic nerve fibers of the vertebrate eye to illumination of the retina."
Amer.J.Physiol. 121, 400-415 (1938)
- HARTLINE, H.K.: "The receptive fields of optic nerve fibers."
Amer.J.Physiol. 130, 690-699 (1940)
- HARTLINE, H.K.: "Inhibition of visual receptors by illumination in the limulus eye."
Fed.Proc. 8, 69 (1949)
- HELMHOLTZ, H.v.: "Handbuch der physiologischen Optik."
Verlag von Leopold Voss, Hamburg u. Leipzig 1896
- HERING, E.: "Ueber die Theorie des simultanen Contrastes."
Pflügers Archiv 40, 172-191 (1887)
41, 1-29 (1887)
43, 1-21 (1888)
- HUBEL, D.H.: "Tungsten microelectrode for recording form single unit."
Science 125, 549-550 (1957)
- JUNG, R.: "Korrelationen von Neuronentätigkeit und Sehen."
in: Neurophysiologie und Psychophysik des visuellen Systems, herausgegeben von R. Jung und H. Kornhuber, Springer-Verlag Berlin, 1961

- JUNG, R.: "Neuronale Grundlagen des Hell-Dunkelsehens und der Farbwahrnehmung."
Ber.dtsch.ophtal.Ges. 66, 69-111 (1964)
- JUNG, R., R.v. BAUMGARTEN und G. BAUMGARTNER : "Mikroelektroden-ableitungen von einzelnen Nervenzellen im optischen Cortex: Die lichtaktivierten B-Neurone."
Arch.Psychiat.Nervenkr. 189, 521 (1952)
- KUFFLER, S.W.: "Discharge patterns and functional organization of mammalian retina."
J.Neurophysiol. 16, 37-69 (1953)
- MELLO, N.K. and N.J. PETERSON: "Behavioral evidence for color discrimination in cat."
J.Neurophysiol. 27, 323-333 (1964)
- MEYER, D.R., R.C. MILES and P. RATOOSH: "Absence of color vision in cat."
J.Neurophysiol. 17, 189-294 (1954)
- MYERS, R.E.: "Interocular transfer of pattern discrimination in cats following section of crossed optic fibers."
J.comp.physiol.Psychol. 48, 470-473 (1955)
- MYERS, R.E.: "Interhemispheric communication through corpus callosum: limitans under conditions of conflict."
J.comp.physiol.Psychol. 52, 6-9 (1959)
- RIGGS, L.A., F. RATLIFF, J.C. CORNSWEET and T.N. CORNSWEET: "The disappearance of steadily fixated visual test objects."
J.opt.Soc.Amer. 43, 495 (1953)

- ROBINSON, J.S. and Th.J. VONEIDA: "Central cross-integration of visual inputs presented simultaneously to the separate eyes."
J.comp.physiol.psychol. 57, 22-28 (1964)
- SECHZER, J.A. and J.L. BROWN: "Color discrimination in the cat."
Science 144, 427-429 (1964)
- SMITH, K.U.: "Visual discrimination in the cat: V. The postoperative effects of removal of the striate cortex upon intensity discrimination."
J.genet.Psychol. 51, 329-369 (1937)
- SMITH, K.U.: "The postoperative effects of removal of the striate cortex upon certain unlearned visually controlled reactions in the cat."
J.genet.Psychol. 50, 137-156 (1937a)
- SMITH, K.U. and J. WARKENTIN: "The central neural organization of optic functions related to minimum visible acuity."
J.genet.Psychol. 55, 177-195 (1939)
- TRENDELENBURG, W.: "Der Gesichtssinn."
Springer-Verlag Berlin, 1943
- WARKENTIN, J. and K.U. SMITH: "The development of visual acuity in the cat."
J.genet.Psychol. 50, 371-399 (1937)
- WARREN, J.M., H.B. WARREN and K. AKERT: "Umweg learning by cats with lesions in the prestriate cortex."
J.comp.physiol.Psychol. 54, 629-632 (1961)
- WUTTKE, W., W. RACKENSPERGER und O.-J. GRÜSSER: "Ausbreitungsgeschwindigkeit und räumliches Dekrement der lateralen Hemmung in der Netzhaut."
Pflügers Archiv 283, R.49 (1965)

Meinem Doktorvater, Herrn Privatdozent Dr.med. O.-J. Grüsser danke ich für die Überlassung des Themas der Arbeit und für die unermüdliche Hilfe und Unterstützung, die er mir bei der Durchführung der Experimente gewährt hat.

Frau A. Thiele danke ich für die Assistenz bei den Verhaltensversuchen und Frl. R. Sasowski sowie Frl. B. Przyborowski für die Hilfe bei der Präparation und Vorbereitung der Katzen für die neurophysiologischen Versuche. Herr D. Finkelstein, M.D., Univ. of Philadelphia, gab mir auf Grund seiner eigenen Erfahrungen mit verhaltensphysiologischen Experimenten bei Katzen einige wichtige Hinweise zu den Verhaltensversuchen.

Die Arbeit wurde durch eine Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft ermöglicht.

Lebenslauf

Am 26. April 1938 wurde ich, Friedemann Snigula, als Sohn des Organisten Max Snigula und seiner Ehefrau Hildegard, geb. Woserow, in Berlin geboren.

Nach dem Besuch der Grund- und Oberschule legte ich im Sommer 1956 an der Melanchthon-Oberschule in der Lutherstadt Wittenberg mein Abitur ab.

Im Herbstsemester 1956 wurde ich an der Humboldt-Universität in Berlin für das Fach Physik immatrikuliert. Nachdem ich der Universität vier Semester angehört hatte, siedelte ich im Jahre 1958 nach Westberlin über.

Vom Wintersemester 1960/61 bis zum Wintersemester 1966/67 studierte ich ohne Unterbrechung an der Freien Universität Berlin Medizin und legte 1961 die naturwissenschaftliche Vorprüfung und 1963 die ärztliche Vorprüfung ab. Im März 1967 bestand ich in Berlin das medizinische Staatsexamen.

Seit dem 1. April 1967 bin ich am Physiologischen Institut der Freien Universität Berlin in der Abteilung für Neurophysiologie als Medizinalassistent angestellt.

